Vestnik zoologii, **36**(2): 47–56, 2002

УДК 595.123 : 591.8

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОЖНО-МЫШЕЧНОГО МЕШКА ТРИКЛАД (TURBELLARIA, TRICLADIDA)

А. О. Чернышева

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 31 мая 2000

Особенности строения кожно-мышечного мешка триклад (Turbellaria, Tricladida). Чернышева А. О. — Методами световой и трансмиссионной электронной микроскопии исследован кожно-мышечный мешок десяти видов планарий из трех семейств и двух морских триклад. Установлены различия в организации базальной пластинки, субэпидермальной и дорсовентральной мускулатуры.

Ключевые слова: триклады, эпидермис, базальная пластинка, мускулатура, Turbellaria, Tricladida.

Peculiarities of Musculocutaneus Complex Structure in Triclada (Turbellaria, Tricladida). Chernysheva A. O. — The musculocutaneus complex of ten planarian species from three families and two marine triclads were studied with the use of light microscopy and transmission electronic microscopy. Some differences in structure of basal plate, subepidermal and dorso-ventral musculature were found.

Key words: triclads, epidermis, basal plate, musculature, Turbellaria, Tricladida.

Введение

Развитие опорно-двигательной системы животных разных эволюционных уровней оказывает значительное влияние на всю их организацию в целом, тем самым во многом определяя направления прогрессивной эволюции (Беклемишев, 1964). У турбеллярий устойчивые генеральные морфологические типы опорно-двигательной системы проявляются на уровне отрядов, а морфологическое разнообразие — на уровне семейств (Мамкаев, 1987).

Общая схема строения кожно-мышечной системы в отряде триклад достаточно подробно описана рядом авторов (Мамкаев, 1987; 1991; Bedini, Pappi, 1974; Hori, 1978; 1992; Skaer, 1965; Tyler, 1984; Reiger, 1981 и др.). Установлено, что принципиальная основа структуры эпидермиса и связанных с ним морфологически и функционально элементов сохраняется во всех трех группах (Paludicola, Maricola и Terricola), составляющих отряд триклад.

В наши задачи входило выяснить, как степень эволюционной продвинутости триклад из групп Paludicola и Maricola, а также способы их жизни отражены в деталях строения кожно-мышечного мешка в целом и эпидермиса в частности. Можно предположить, что обитание в пресных водах (от стоячих водоемов до горных потоков) и в море должно иметь отражение в приспособительных морфологических реакциях на тканевом и клеточном уровнях, а также в модификациях отдельных элементов системы (например, клейкие железы морских триклад).

С помощью методов световой и трансмиссионной электронной микроскопии нами проведено сравнительное изучение морфологии элементов кожно-мышечного мешка пресноводных и морских триклад с целью выявления различий качественного и количественного характера.

Материал и методы

В работе использованы планарии из трех семейств: Dugesiidae — *Dugesia lugubris, D. gonocephala**, *D. taurocaucasica**; Planariidae — *Planaria torva, Polycelis tenuis, Crenobia alpina**, *Phagocata vitta**; Dendrocoelidae — *Dendrocoelum lacteum, Bdellocephala punctata.* Из морских триклад — *Cercyra papillosa* (Cercyridae) и *Procerodes lobata* (Procerodidae).

В светооптических исследованиях применены традиционные методы: фиксация жидкостью Буэна, дегидратация этанолом, заливка в парафин. Серийные продольные, поперечные и тангенциальные срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна, по Кацнельсону (1953), по методу Маллори, азофлоксином (Ромейс, 1954). Для определения размеров структур подбирались планарии примерно

* Встречаются в горных ручьях и потоках.

одинаковые. Размеры структур определялись общепринятым способом с помощью окуляр-микрометра.

С помощью метода трансмиссионной электронной микроскопии исследовано по одному виду каждого семейства планарий (*Dugesia lugubris, Planaria torva, Dendrocoelum lacteum*) и морская триклада *Cercyra papillosa*. Материал фиксировали глутаральдегидом на какодилатном буфере с постфиксацией четырехокисью осмия, заливали в эпон-аралдитную смесь, окрашивали уранил-ацетатом и цитратом свинца.

Изучение материала проведено на микроскопах МБИ-6 и JEOL-CX.

Результаты исследования

Принципиально покровы триклад устроены таким образом, что собственно эпителиальная пластинка состоит из одного слоя тесно прилегающих друг к другу эпителиальных клеток, имеющих выпуклую апикальную поверхность с ресничками, секреторными протоками и сенсорными образованиями (рис. 1). Ядерные части клеток иной природы, топографически и функционально связанных с эпителиальным пластом (железистых, рабдитных, сенсорных), расположены в паренхиме. Картина строения покровов на светооптическом уровне у всех изученных видов триклад достаточно однообразна, и отличия, обнаруживаемые у отдельных видов, не выходят за рамки количественных характеристик.

Параллельное применение светооптического и электронномикроскопического методов позволяет, по нашему мнению, более обоснованно интерпретировать морфофункциональные особенности кожно-мышечного мешка триклад. Так, например известно, что у планарий эпителий выше в латеральных полях и на дорсальной поверхности, чем на вентральной, что совпадает и с плотностью размещения желез разных типов (Забусов, 1912 и др.). Мы провели

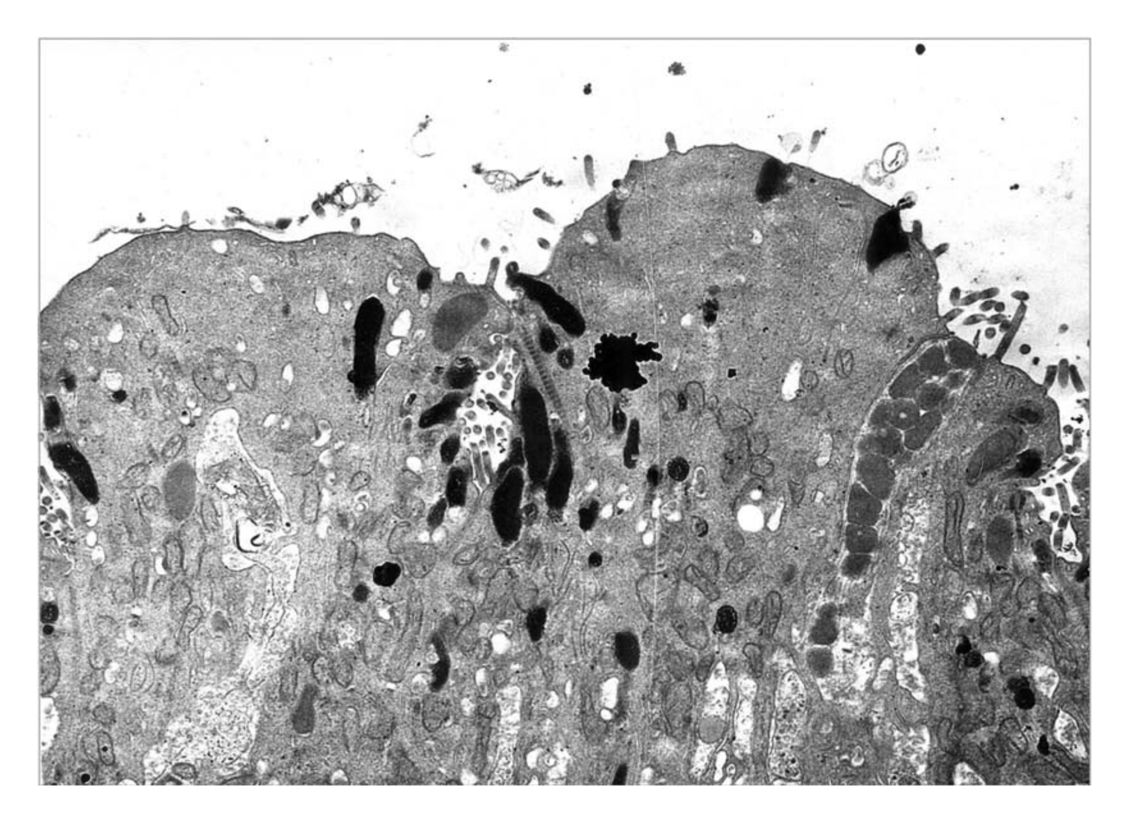


Рис. 1. Апикальная поверхность эпителиальных клеток *Planaria torva*, x5000.

Fig. 1. The apical surface of the epithelial cells of *Planaria torva*, x5000.



Рис. 2. Базальная часть эпителиальной клетки *Planaria torva*.

Fig. 2. The basal part of the epithelial cell of *Planaria torva*.

сравнительно-морфологическое изучение *Dugesia lugubris*, *Planaria torva*, *Dendrocoelum lacteum* и установили, что удлинение эпителиальных клеток происходит во время постэмбрионального роста планарий одновременно с развитием секреторных протоков и накоплением секреторного материала. Поэтому мы считаем, что изменение высоты эпителиальных клеток происходит за счет их сжатия в участках наибольшей плотности секреторных протоков, фактически являясь изменением конфигурации клеток без увеличения их объема.

В пользу такого утверждения свидетельствует практически равная высота эпителиальной пластинки двух морских триклад *Cercyra papillosa* и *Procerodes lobata* при достаточно равномерном размещении секреторных протоков по всей площади поверхности. Этот факт, по нашему мнению, можно объяснить исходя из способа жизни планарий и морских триклад. Первые спокойно передвигаются по субстрату на вентральной поверхности тела, что для морских триклад, обитающих в приливно-отливной зоне морских побережий, составляет трудности. В связи с этим все планарии сильно уплощены дорсовентрально, а морские

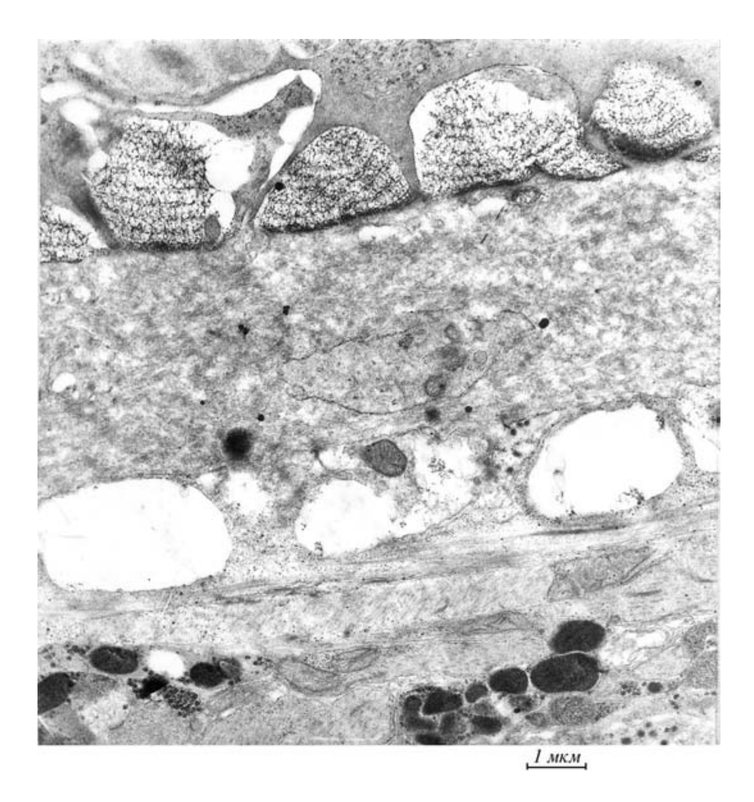


Рис. 3. Базальная пластинка *Dugesia lugubris.*

Fig. 3. The basal plate of *Dugesia lugubris.*

триклады имеют в поперечном сечении вытянуто-овальную форму и каудальную зону крепления к субстрату.

Еще одним доводом может быть сравнение высоты эпителиального пласта планарий из равнинных водоемов у планарий, обитающих в горных потоках (*Dugesia gonocephala*, *D. taurocaucasica*, *Crenobia alpina*, *Phagocata vitta*); у последних она больше вне зависимости от принадлежности к роду и семейству. Одновременно с увеличением высоты эпителия возрастает и плотность размещения секреторных протоков у видов, обитающих в быстром течении.

В ходе работы мы обратили внимание на то, что экстрацеллюлярные пространства между эпителиальной и базальной пластинками различаются по конфигурации и размерам у четырех триклад, исследованных электронным трансмиссионным методом (рис. 2—5). Из данных литературы известно о функции экстрацеллюлярных пространств как вспомогательных образований, которые участвуют в накоплении и выделении метаболитов (Lindroos, Wikgren, 1987).

Морфологически эпителиальные клетки объединяются с базальной пластинкой гемидесмосомными контактами, расположенными на определенном расстоянии друг от друга. Экстрацеллюлярное пространство и базальные части межклеточных пространств эпителия заполнены экстрацеллюлярной субстанцией. При излишнем накоплении продуктов обмена экстрацеллюлярные пространства значительно растягиваются, а базальная поверхность эпителиального пласта приобретает сводчатую конфигурацию. Контакты между базальной пластинкой и эпителием сохраняются только в точках размещения гемидесмосом.

Наибольшие изменения эпителиальных клеток мы наблюдали у *Dendrocoelum lacteum* в латеральных полях эпителиальной пластинки. Отростки базальных частей клеток вытянуты настолько, что экстрацеллюлярные пространства достигают половины высоты клеточного пласта, постепенно сужаясь до нормальных

размеров. Естественно, такие изменения отражаются и на внутриклеточной компартментализации и, как явное свидетельство этому, можно отметить изменения конфигурации ядер эпителиальных клеток (рис. 4, 5).

Известно, что эпителий триклад обновляется не путем деления клеток в эпителиальном пласте, а за счет клеток-мигрантов, которые проходят дифференцировку в корковой паренхиме (Дробышева, 1991). Молодые клетки проникают через базальную пластинку и встраиваются в эпителиальный пласт. Исходя из этого, должны существовать механизмы, которые обеспечивают удаление старых клеток. Вероятно, по крайней мере, часть элиминированного из эпителия клеточного детрита задерживается в экстрацеллюлярных пространствах. В пользу такого предположения может свидетельствовать обнаружение в эпителиальном пласте клеток с деструктуризованной в разной мере цитоплазмой (рис. 3, 5). Маловероятно, что назначение экстрацеллюлярных пространств ограничивается функционально лишь возрастными преобразованиями клеток эпителия, тем более что в разных группах беспозвоночных подобные структуры достаточно распространены (Беклемишев, 1964). Можно предположить, что такие приспособления кожно-мышечного мешка имеют отношение к обеспечению осморегуляторной функции покровов, усиливая их демпферные свойства. В этой связи следует вспомнить, что в спектре биотопов *Dendrocoelum lacteum* есть и пресные водоемы, и морские с переменной соленостью, например Днепро-Бугский лиман (Порфирьева, Дыганова, 1987).

Иным способом реализуется целостность эпителия и базальной пластинки у морской триклады *Cercyra papillosa* из приливно-отливной зоны морского побережья. Мы установили, что внешняя поверхность

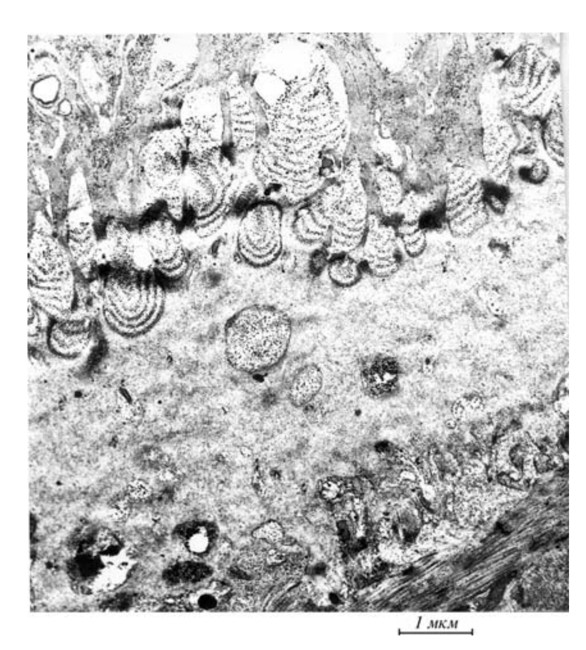


Рис. 4. Косой срез базальной пластинки *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 4. Tangential section of the basal plate of *Dendrocoelum lacteum*.



Рис. 5. Базальная пластинка *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 5. The basal plate of *Dendrocoelum lacteum*.



Рис. 6. Базальная пластинка *Cercyra papillosa*.

Fig. 6. The basal plate of *Cercyra papillosa*.

базальной пластинки этой триклады имеет постоянные выросты (рис. 6). В трехмерном пространстве такую систему можно представить в виде скульптурированой поверхности с различного рода выступами и углублениями (губка), которая внедряется в базальные части эпителиальных клеток. Таким образом, в отличие от планарий, у морской триклады сводчатые каркасы, которые заполняются экстрацеллюлярным содержимым, образуют не отростки эпителиальных клеток, а, напротив, выросты базальной пластинки, которые выполняют роль опорной поддерживающей системы, усиливающей крепление базальных частей эпителиальных клеток.

К гранулярно-фиброзному веществу основания базальной пластинки без каких-либо ограничительных образований непосредственно прилегают субэпидермальные мышечные волокна (рис. 3—6, 8, 9). Топографические характеристики субэпидермальной мускулатуры отличаются по количественным показателям в разных семействах триклад, родах одного семейства (Planariidae) и даже при сравнении видов одного рода (*Dugesia*). Так, среди изученых нами Planariidae минимальная толщина субэпидермального слоя мускулатуры составляет

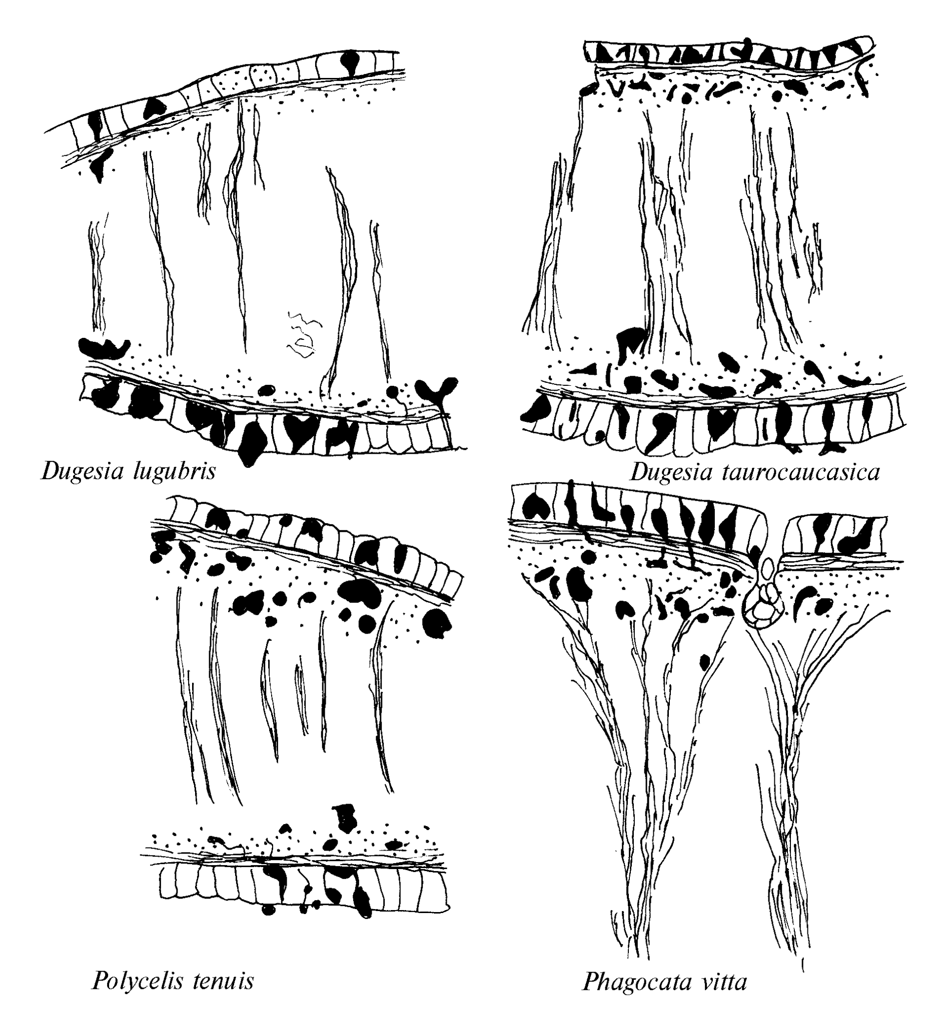


Рис. 7. Схема дорсовентральной мускулатуры планарий.

Fig. 7. The scheme of planarian dorso-ventral musculature.

10 мкм (у *Polycelis tenuis*), максимальная — 40 мкм (у *Phagocata vitta*). Для видов рода *Dugesia* минимальное значение показателя (16 мкм) установлено у *D. lugubris* и максимальное (35 мкм) — у *D. taurocaucasica*. Для двух исследованных дендроцоелид *Dendrocoelum lacteum* и *Bdellocephala punctata* — средние значения показателя составляет около 20 мкм, для морских триклад *Cercyra papillosa* (Cercyriidae) и *Procerodes lobata* (Procerodiidae) — 15 мкм.

Приведенные промеры толщины субэпидермальной мускулатуры могут свидетельствовать об отсутствии связи этого показателя с принадлежностью к семейству или роду триклад. Более объективным объяснением мы считаем связь толщины субэпидермальной мускулатуры с условиями обитания видов. В этом нас убеждает сравнение показателей в семействах Dugesiidae и Planariidae у видов из равнинных водоемов и горных потоков.

Иная закономерность выявлена для топографических характеристик дорсовентральной мускулатуры триклад (рис. 7—9). В семействе Dugesiidae вне зависимости от вида планарий она образована параллельными обособленными мышечными пучками толщиной 8—10 мкм. Связь дорсовентральной и субэпидермальной мускулатуры не выражена, определено слабое развитие опорных структур. У двух видов из горных рек — *D. gonocephala* и *D. taurocaucasica* — масса и плотность размещения мышечных пучков больше, чем у равнинного *D. lugubris*.

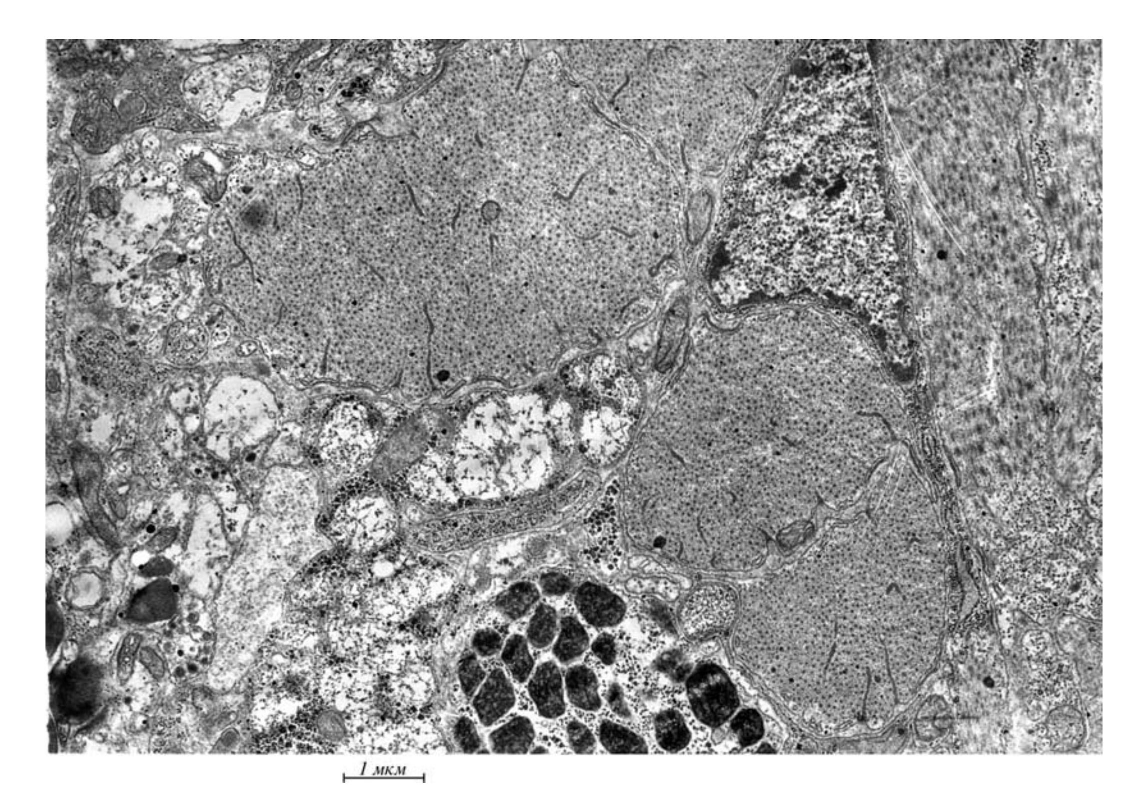


Рис. 8. Мышечные пучки *Dugesia lugubris.*

Fig. 8. The muscular fascicles of *Dugesia lugubris.*

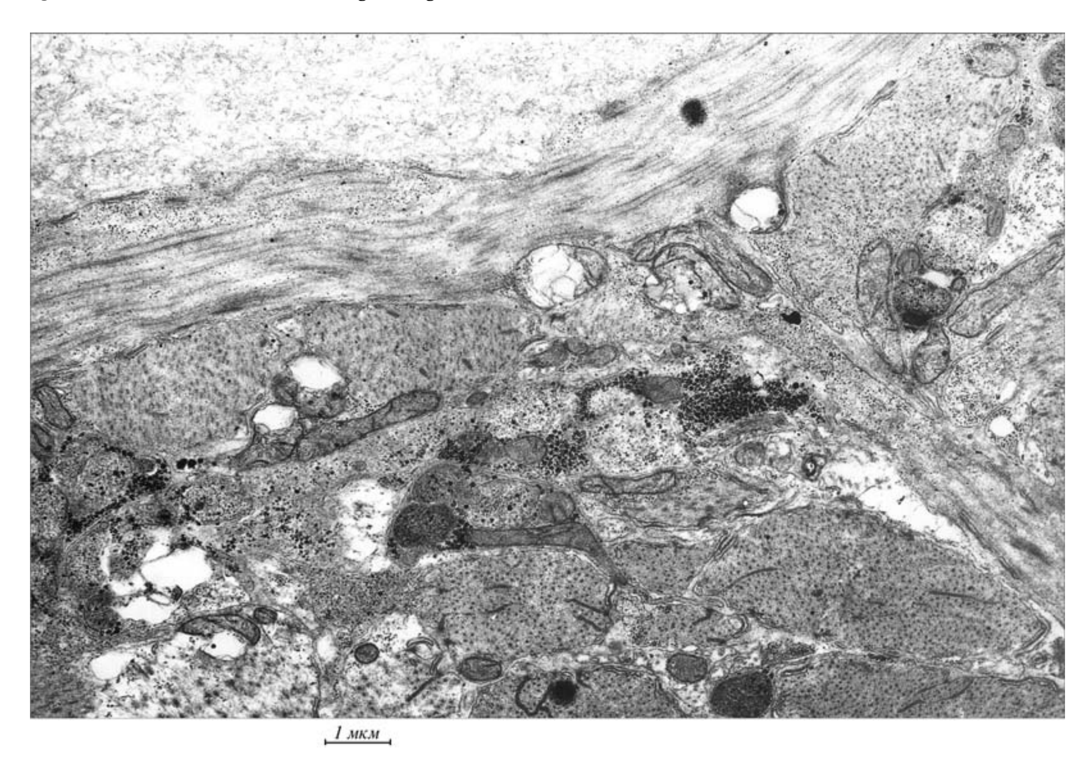


Рис. 9. Субэпидермальная и дорсовентральная мускулатура *Planaria torva.*

Fig. 9. The subepidermal and dorso-ventral musculature of *Planaria torva.*

В семействе Planariidae топография дорсовентральной мускулатуры видов из разных родов (*Polycelis tenuis*, *Planaria torva*), которые обитают в равнинных водоемах, сходна с Dugesiidae. Для планарид из горных потоков (*Crenobia alpina*, *Phagocata vitta*) отличия организации дорсовентральной группы мышц оказались принципиальными. Дорсовентральные мышечные пучки этих видов образуют сводчатую конфигурацию за счет тесного соединения волокон в центральной части пучков и радиального расхождения по мере приближения их к дорсальной и вентральной поверхностям тела планарий. Четко определяется объединение соединительнотканных элементов дорсовентральных мышечных пучков с субэпидермальными (рис. 7). В свою очередь субэпидермальная мускулатура этих видов связана морфологически с внутренней частью базальной пластинки. Таким образом, в семействе Planariidae мы проследили принципиальные изменения в строении мускулатуры, что связано с сегрегацией мышечных пучков.

Двух исследованных дендроцоелид (*Dendrocoelum lacteum*, *Bdellocephala punctata*) характеризуют слой субэпидермальной мускулатуры толщиной около 20 мкм, дорсовентральные пучки — до 10 мкм, хорошая развитость опорных образований, а также связь субэпидермальной и дорсовентральной групп мышц. Эти характеристики сближают по уровню организации мускулатуры исследованных дендроцоелид с планаридами. К сожалению, в нашем материале нет специализированных видов дендроцоелид из горных потоков, что исключает возможность более глубоких выводов.

У двух морских триклад наблюдается значительное развитие мускулатуры. Так, при средних размерах исследованных особей 3—6 мм на 2—3 мм толщина субэпидермальной мускулатуры составляет около 15 мкм, диаметр дорсовентральных пучков — до 8 мкм; хорошо развиты опорные структуры. Развитая мускулатура и каудальные зоны крепления с комплексами клейких желез, очевидно, являются необходимым условием и приспособительной реакцией для выживания в приливно-отливной зоне морских побережий.

Выводы

Приведенные особенности строения элементов кожно-мышечного мешка изученных видов из разных семейств не только отражают приспособительные реакции исследованных триклад, но и могут быть использованы для характеристики морфологических изменений в родах и семействах планарий. Естественно, такие изменения, как увеличение массы мускулатуры, высоты эпителиального пласта, отражают приспособительные реакции без изменения уровня морфофункциональной организации. Однако определены и характеристики, которые можно оценивать как некоторое более общее усовершенствование, например сегрегация мускулатуры. По собственным материалам мы сделали вывод, что для видов семейства Dugesiidae характерны изменения количественных характеристик без общего усовершенствования. Между тем, у исследованных видов семейства Planariidae установлено последовательное прогрессивное развитие субэпидермальной и дорсовентральной групп мышц. Тенденции к прогрессивным изменениям отображены в сегрегации мышечных элементов и развитии опорных структур. Характерные для специализированных видов Planariidae признаки имеют дальнейшее развитие в виде постоянных морфологических характеристик у более высокоорганизованных наземных триклад Terricola.

Мы сознательно исключаем из выводов о развитии мышечной системы семейство Dendrocoelidae и морских триклад, так как считаем недостаточным по объему собственный материал и не обнаружили в литературе дополняющих наши сведения данных.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. — М. : Наука, 1964. — 446 с.

Дробышева И. М. Камбиальность эпидермиса у турбеллярий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1991. — **241**. — С. 53—87.

Забусов И. П. Наблюдения над ресничными червями Соловецких островов : Тр. Об-ва естество-исп. — 1912. — **34**, вып. 5. — 173 с.

Кацнельсон З. И. Новый способ комбинированной окраски гистологических препаратов // Арх. анат., гистол., эмбриол., — 1953. — **31**, № 4. — С. 61—62.

Мамкаев Ю. В. Ресничные черви и методологические принципы эволюционной морфологии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — **167**. — С. 4—33.

Мамкаев Ю. В. О морфологических основах системы плоских червей // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1991. — 241. — С. 3—25.

Порфирьева Н. А., Дыганова Р. Я. Планарии Европейской части СССР. — Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1987. — 188 с.

Bedini C., Papi F. Fine structure of the turbellarian epidermis // Biology of the Turbellaria / Eds. N. W. Riser, M. P. Morse. — New York : McGraw-Hill Book Company, 1974. — P. 108—147.

Hori Isao. Possible role of rhabdite — forming cells in cellular succession of the planarian epidermis // J. Electron Microsc. — 1978. — **27**, N 2. — P. 89—102.

Hori Isao. Localization of laminin in the subepidermal basal lamina of the planarian Dugesia japonica // Biol. Bull. — 1992. — **183**, N 1. — P. 78—83.

Lindroos P., Wikgren M. Extracellular matrix in Plathelminthes, with referense to the presence of fibronectin // Acta zool. — 1987. — **68**, N 3. — P. 147—151.

Reiger R. M. Morphology off the Turbellaria at the ultrastructural level // Hydrobiologia. — 1984. — P. 213—229.

Skaer R. J. The origin and continuous replacement of epidermal cells in the planarian Polycelis tenuis (Ijima) // J. Embriol. exp. Morph. — 1965. — **13**. — P. 129—139.

Tyler S. Turbellarian platyhelminths // Biol. Integument. Vol. 1. Invertebrates. — Berlin : Springer, 1984. — P. 112—131.